Lotka-Volterra 系における隣接平衡状態の排除則とその拡張

大阪工大　　奥田賢三

生態学においては，排除則としてガウゼの競争排除則（生態的要求の同様な2種の生物は同じ所で同じ生態的地位では共存できない）がよく知られている。ここでは，種間ではなく平衡状態（種の組合わせ）の間に或る排除則が成立することがわかったので報告する。

1．隣接平衡状態の排除則

まず2つの思考実験を考えよう。

（設問1）池に2種類の生物1，2を初期個体数 x_1^0，x_2^0（$x_2^0>0$，$x_2^0>0$）でいれたところ，充分に時間が経過したとき，種1だけになった。環境条件が一定として

i)　x_2^0 をもっと大きくすると，種1，2の共存の状態に落ちつくだろうか？

ii)　さらに x_2^0 を大きくすると，種2だけの状態に落ちつくだろうか？

iii)　x_1^0 をもっと小さくすると，両種とも絶滅してしまうだろうか？

（設問2）3つの島A，B，Cがある。植生を調べると島Aは植物1の群落であり，島Bは2種の植物1，2の共存する群落であり，島Cは植物2のみからなる群落である。島A，B，Cの環境条件について何が言えるか？

相互作用する種の個体群変動に関する代表的な数学モデルは Lotka-Volterra 系

$$\frac{\mathrm{d}x_i(t)}{\mathrm{d}t}=\{r_i+\sum_{j=1}^{n}a_{ij}\,x_j(t)\}x_i(t) \qquad (1)$$

$(i=1,2,\cdots,n)$ である。ここで，$x_i(t)$ はある領域内の種 i の個体数，r_i は種 i の固有成長率，aa$_{ij}$ は種 j が種 i の成長率に及ぼす効果を表わす係数である。どの r_i，a_{ij} も環境条件により定まる実定数である。a_{ij} の符号は種間関係の型により定まる。種 j が種 i を捕食する場合には，$a_{ij}<0$，$a_{ji}>0$ となる。種 i と種 j が互いに競争する場合には，$a_{ij}<0$，$a_{ji}<0$ であり，共に利益を与える相利共生の場合には $a_{ij}>0$，$a_{ji}>0$ となる。

系（1）は非線形系であるので，一般に平衡状態は唯一とは限らない。しかし，ある「種の組合わせ」からなる平衡状態は，存在しても唯一つである。それゆえ系（1）の平衡状態を次のように表現できる。種 i のみからなる平衡状態を［i］，種 i と j のみからなる平衡状態を［ij］，種 i，j，k からなる平衡状態を［ijk］というように表現する。すべて

の種が絶滅の平衡状態を［ ϕ ］で表わす。

２つの平衡状態が互いに種を１つ付け加えた状態または取り除いた状態のとき，隣接平衡状態であると定義する。たとえば［ ϕ ］と［１］，［１］と［１２］は隣接平衡状態であるが，［１］と［２］は隣接平衡状態ではない。

Lotka-Volterra 系（１）について，次の結果を与えた。

[隣接平衡状態の排除則]

平衡状態 E が安定であるならば，E の隣接平衡状態は存在しても不安定である。

この排除則はもし［１２］が安定であれば平衡状態［１］，［２］，［１２３］等は存在しても不安定であることを示している。これは種間関係の型によらず成立することに注意しておく。Lotka-Volterra 系（１）を仮定してこの排除則を前述の設問に適用すると，（設問１）では i)，iii) は決して起こりえないことがわかる。ii) については何も言えない。（設問２）では，島 B の環境条件は島 A あるいは島 C の環境条件とは異なっていると結論できる。

２．平衡状態の交互排除則

次に一般的な n 次元力学系

$$\frac{\mathrm{d}x_i}{\mathrm{d}t}=F_i\ (x_1,\cdots,x_n) \qquad (2)$$

$(i=1,2,\cdots,n)$ の平衡状態の安定性に関する関係を論じる。系（２）の平衡点（状態）はすべて線形近似系での孤立点である（零固有値をもたない）としておく。

平衡点 $x_0{}^*$ と平衡点 $x_k{}^*$ が，ある j が存在して

$$F_1=F_2=\cdots=F_{j-1}=F_{j+1}=\cdots=F_n=0 \qquad (3)$$

の曲線（経路）S でつながっているとする。簡単のため，曲線（３）の特異点（系（２）の特異点ではない）はすべて結節点とする。曲線 S を通って，$x_0{}^*$ から $x_k{}^*$ へ移る間に

i）系（２）の平衡点が p 個（$p=0,1,2,\cdots$）あり，

ii）曲線（３）の滑らかな分枝を q 回（$q=0,1,2,\cdots$）横切ったとする。

このとき

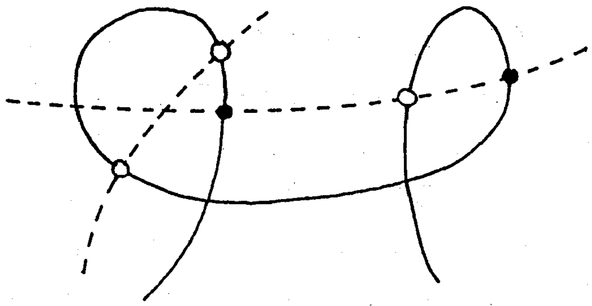
$$R(x_0{}^*, x_k{}^*)=(-1)^{p+q+1} \qquad (4)$$

とおくと，次のような平衡点に関する排除則が得られる。

[平衡状態の交互排除則]

平衡状態 $x_0{}^*$ が安定であれば，$R(x_0{}^*, x_k{}^*)=-1$ となる平衡状態 $x_k{}^*$ はすべて不安定である。

例えば，位相平面が図のような2次元力学系を考えてみよう。$F_1=0$ は実線で $F_2=0$ は破線で示されている。平衡状態はそれらの交点であり，黒丸および白丸で表わされている。



相互排除則によると，もしひとつの白丸の平衡状態が安定であれば，黒丸の平衡状態はすべて不安定であり，もし黒丸のひとつの平衡状態が安定であれば，白丸の平衡状態はすべて不安定であることがわかる。すなわち，固有値の詳しい計算をすることなく，いくつかの平衡状態が不安定であることを示すことができる。

文　献

（1）M. Okuda, Prog. Theor. Phys. **81** (1989) 7.